

COVARIANCES ENTRE APPARENTÉS QUELCONQUES AVEC LINKAGE ET ÉPISTASIE

II. — ÉVOLUTION EN RÉGIME D'AUTOFÉCONDATION

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, 86-Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Cette étude est une application au cas particulier de l'autofécondation des résultats généraux obtenus dans un précédent article (GALLAIS, 1970). Les différents coefficients d'identité introduits sont calculés et exprimés en fonction de caractéristiques des conditions initiales, et du paramètre λ de linkage. •

INTRODUCTION

Pour étudier les composantes de la variabilité génétique, avec un système de reproduction particulier, il est nécessaire de connaître, pour chaque génération, la valeur des différents coefficients d'identité introduits dans un article précédent (GALLAIS, 1970).

Dans le cas de populations soumises à l'autofécondation, les covariances entre apparentés peuvent être notées selon un symbolisme déjà utilisé par GATES *et al.* (1957), HORNER *et al.* (1956), HARRIS (1964) :

$$\text{Cov} (\hat{k}; r, s).$$

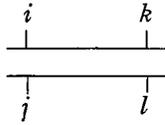
Cov ($\hat{k}; r, s$) représente la covariance entre deux individus, l'un I appartenant à la génération d'autofécondation r , et l'autre J appartenant à la génération d'autofécondation s , tels que leur plus proche ancêtre commun soit dans la génération k , avec $k \leq r \leq s$.

Si $r = s$ la covariance se réduit à la variance des moyennes des familles issues de la génération k .

Si $k = r = s$ la covariance représente la variance totale des valeurs génotypiques au niveau de la génération k .

I. — STRUCTURE DE LA POPULATION
 A UNE GÉNÉRATION QUELCONQUE D'AUTOFÉCONDATION.
 CALCUL DU COEFFICIENT DE CONSANGUINITÉ GÉNÉRALISÉ

En partant d'un génotype soumis à l'autofécondation,



il est possible de définir six situations d'identité qui tiennent compte de l'origine chromosomique des gènes (tabl. I).

TABLEAU I

Les situations d'identité de rang 1, d'ordre 2-2, en tenant compte de l'origine chromosomique des gènes.

Génotypes	Probabilités		Condition C_i
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & l \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{cc} j & l \\ \hline & \\ \hline i & k \end{array}$	π_1	Δ_1	C_1
$\begin{array}{cc} i & l \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{cc} j & k \\ \hline & \\ \hline i & l \end{array}$			
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & l \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{cc} j & k \\ \hline & \\ \hline i & l \end{array}$	π_2	Δ_1	C_2
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{cc} i & l \\ \hline & \\ \hline j & l \end{array}$			
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{cc} i & l \\ \hline & \\ \hline j & l \end{array}$	π_3	Δ_2	C'_2
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{cc} i & l \\ \hline & \\ \hline j & l \end{array}$			
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & l \end{array}$	π_3	Δ_3	C_3
$\begin{array}{cc} i & l \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array}$			
$\begin{array}{cc} i & k \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array}$	π'_3	Δ_3	C_3
$\begin{array}{cc} i & l \\ \hline & \\ \hline j & k \end{array}$			

En fonction du paramètre λ de SCHNELL (1961)

$$\begin{aligned} \lambda &= 1 - 2p, \text{ avec } p, \text{ pourcentage recombinaison} \\ 0 &\leq p \leq 1/2 \end{aligned}$$

les relations de récurrence s'écrivent, pour les différentes probabilités :

$$\begin{aligned} \pi_{1(n+1)} &= \pi_{1(n)} + 1/4 (\pi_{2(n)} + \pi'_{2(n)}) + 1/8 (1 + \lambda)^2 \pi_{3(n)} + 1/8 (1 - \lambda)^2 \pi'_{3(n)} \\ \pi'_{1(n+1)} &= \pi'_{1(n)} + 1/4 (\pi_{2(n)} + \pi'_{2(n)}) + 1/8 (1 - \lambda)^2 \pi_{3(n)} + 1/8 (1 + \lambda)^2 \pi'_{3(n)} \\ \pi_{2(n+1)} + \pi'_{2(n+1)} &= 1/2 (\pi_{2(n)} + \pi'_{2(n)}) + 1/2 (1 - \lambda^2) \pi_{3(n)} + 1/2 (1 - \lambda^2) \pi'_{3(n)} \\ \pi_{3(n+1)} &= 1/8 (1 + \lambda)^2 \pi'_{3(n)} + 1/8 (1 - \lambda)^2 \pi_{3(n)} \\ \pi'_{3(n+1)} &= 1/8 (1 - \lambda)^2 \pi_{3(n)} + 1/8 (1 + \lambda)^2 \pi'_{3(n)} \end{aligned}$$

La résolution matricielle de ce système ne présente pas de difficultés mais il faut remarquer que :

$$\begin{aligned} \pi_{3(n+1)} + \pi'_{3(n+1)} &= 1/4 (1 + \lambda^2) (\pi_{3(n)} + \pi'_{3(n)}) \\ \pi_{3(n+1)} - \pi'_{3(n+1)} &= 1/2 \lambda (\pi_{3(n)} - \pi'_{3(n)}) \end{aligned}$$

Le premier membre s'écrit aussi sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \pi_{3(n+1)} \\ \pi'_{3(n+1)} \end{pmatrix}$$

Nous retrouvons là une expression que SHIKATA a généralisé au cas de x loci à partir de notions d'algèbre des ensembles. D'où après résolution :

$$\begin{aligned} \pi'_{3(n)} &= 1/2 \{ [1/4 (1 + \lambda^2)]^n - (1/2\lambda)^n \} \pi_{3(o)} \\ &\quad + 1/2 \{ [1/4 (1 + \lambda^2)]^n + (1/2\lambda)^n \} \pi'_{3(o)} \\ \pi_{3(n)} &= 1/2 \{ [1/4 (1 + \lambda^2)]^n + (1/2\lambda)^n \} \pi_{3(o)} \\ &\quad + 1/2 \{ [1/4 (1 + \lambda^2)]^n - (1/2\lambda)^n \} \pi'_{3(o)} \\ \pi_{2(n)} + \pi'_{2(n)} &= (1/2)^n (\pi_{2(o)} + \pi'_{2(o)}) + 2 \{ (1/2)^n - [1/4 (1 + \lambda^2)]^n \} \\ &\quad (\pi_{3(o)} + \pi'_{3(o)}) \\ \pi'_{1(n)} &= \pi'_{1(o)} + 1/2 [1 - (1/2)^n] (\pi_{2(o)} + \pi'_{2(o)}) \\ &\quad + 1/2 (A_n - B_n) \pi_{3(o)} + 1/2 (A_n + B_n) \pi'_{3(o)} \\ \pi_{1(n)} &= \pi_{1(o)} + 1/2 [1 - (1/2)^n] (\pi_{2(o)} + \pi'_{2(o)}) \\ &\quad + 1/2 (A_n + B_n) \pi_{3(o)} + 1/2 (A_n - B_n) \pi'_{3(o)} \end{aligned}$$

avec $A_n = 1 - 2 (1/2)^n + [1/4 (1 + \lambda^2)]^n$

$$B_n = \frac{1/2 \lambda}{1 - 1/2 \lambda} [1 - (1/2 \lambda)^n]$$

NELDER (1952) avec des paramètres et une méthode de raisonnement différents avait déjà donné ces résultats. Mais, le coefficient A a une signification particulière qui apparaît lorsqu'on étudie l'évolution des coefficients d'identité Δ_1 , Δ_2 , Δ'_2 et Δ_3 . Dans ce cas, la matrice de transformation est celle donnée par SHIKATA (1962), et il est immédiat que :

$$\begin{aligned}\Delta_{1(n)} &= \Delta_{1(o)} + (\Delta_{2(o)} + \Delta'_{2(o)}) [I - (I/2)^n] \\ &\quad + \Delta_{3(o)} [I - 2(I/2)^n + (I/4)^n (I + \lambda^2)^n] \\ \Delta_{2(o)} + \Delta'_{2(o)} &= (\Delta_{2(o)} + \Delta'_{2(o)}) (I/2)^n + \Delta_{3(o)} [2(I/2)^n - 2(I/4)^n (I + \lambda^2)^n] \\ \Delta_{3(n)} &= (I/4)^n (I + \lambda^2)^n.\end{aligned}$$

Or par définition :

$$\Delta_{1(n)} = f_{(2,2)n}, \quad [F(I, I) \text{ de SHIKATA}]$$

le coefficient A représente donc le coefficient de consanguinité généralisé $f_{(2,2)}$ lorsque au départ $\Delta_{3(o)} = I$.

Dans le cas d'indépendance, ($\lambda = 0$) il est immédiat que :

$$f_{\text{ind.}(2,2)n} = f_{(2,2)n}^2$$

ce qui permet d'écrire $f_{(2,2)n}$ sous une autre forme (GALLAIS, 1967) :

$$f_{\text{link.}(2,2)n} = f_{\text{ind.}(2,2)n} + (I/4)^n [(I + \lambda^2)^n - I] \Delta_{3(o)}$$

Le linkage augmente donc le coefficient de consanguinité généralisé $f_{(2,2)}$. Ces résultats ont été établis sans aucune hypothèse sur la structure de la population de départ : en particulier pour le calcul des coefficients d'identité π_i ou Δ_i , l'hypothèse d'équilibre de linkage n'a pas été faite.

II. — CALCUL DES COEFFICIENTS DE PARENTÉ GÉNÉRALISÉS

Avec les notations introduites pour la covariance, ces coefficients de parenté seront notés $\varphi_{k;r,s}^{x|x}$ avec en exposant la répartition des gènes selon les classes d'identité (GALLAIS, 1970).

Les coefficients ne faisant intervenir des gènes n'appartenant qu'à un seul locus sont particulièrement simples à calculer. Nous noterons f_k le coefficient de consanguinité à la génération k , et de même f_r , f_s , et $f_{r/k}$ le coefficient de consanguinité conditionné par la situation d'identité de l'individu autofécondé à la génération k d'où provient la génération r et de même $f_{s/k}$.

En supposant la population de départ panmictique illimitée, ces coefficients ont pour expression :

$$\begin{aligned}f_{(k)} &= I - (I/2)^k & f_{(r)} &= I - (I/2)^r & f_{(s)} &= I - (I/2)^s \\ f_{(r/k)} &= I - (I/2)^{r-k} & f_{(s/k)} &= I - (I/2)^{s-k}\end{aligned}$$

Les coefficients de parenté s'écrivent alors par utilisation des théorèmes de probabilités totales et composées :

$$\begin{aligned} \varphi_{k;r,s}^{1|1} &= 1/2 (1 + f_{(k)}) \\ \varphi_{k;r,s}^{2|1} &= f_{(k)} + 1/2 (1 - f_{(k)}) (f_{r/k} + f_{s/k}) \\ \varphi_{k;r,s}^{2|2} &= f_{(k)} + 1/2 (1 - f_{(k)}) f_{r/k} f_{s/k} \\ \varphi_{k;r,s}^{0|2} &= 1/2 (1 - f_{(k)}) f_{r/k} f_{s/k} \\ \varphi_{k;r,s}^{1|1} &= (1 - f_{(k)}) (1 - f_{r/k}) (1 - f_{s/k}) \end{aligned}$$

Le calcul des autres coefficients de parenté ne présente pas de difficulté. Il peut se faire à partir des relations établies dans la première partie (GALLAIS, 1970), ou d'une façon plus directe que nous allons utiliser.

Exemple : calcul de $\varphi_{k;r,s}^{2|?}$

Nous distinguerons 4 conditions, correspondant aux situations d'identité possibles de l'individu autofécondé à la génération k (tabl. I).

Par définition des φ nous avons :

$$\varphi_{?|2}^{2|?} = 1/2 \varphi_{?|2}^{r|s} + 1/2 \varphi_{?|2}^{r|?}$$

et par application des théorèmes de probabilités :

$$\varphi_{?|2}^{r|s} = \Delta_{1(k)} \Pr_{/C_1} + \Delta_{2(k)} \Pr_{/C_2} + \Delta'_{2(k)} \Pr_{/C'_2} + \Delta_{3(k)} \Pr_{/C_3}$$

$\Pr_{/C_i}$ signifiant probabilité de l'événement sous la condition C_i

or $\Pr_{/C_1} = 1$

$\Pr_{/C_2} = f_{s/k}$

$\Pr_{/C'_2} = f_{r/k}$

$\Pr_{/C_3} = f_{s/k} f_{r/k}$

d'où :

$$\varphi_{?|2}^{2|?} = \Delta_{1(k)} + 1/2 \Delta_{2(k)} (f_{s/k} + f_{r/k}) + \Delta_{3(k)} f_{s/k} f_{r/k}$$

Pour simplifier l'écriture des autres coefficients de parenté nous n'écrivons que $\varphi^{r|s}$ conditionné.

$$\varphi_{1,1}^{1|1}$$

$\Pr_{/C_1} = 1$

$\Pr_{/C_2} = \Pr_{/C'_2} = 1/2$

$\Pr_{/C_3} = 1/4$

$$\frac{r \mid s}{\varphi_{1 \mid 1}^{2 \mid 1}}$$

$$\text{Pr}_{/C_1} = 1$$

$$\text{Pr}_{/C_2} = 1/2$$

$$\text{Pr}_{/C'_2} = 1/2 f_{r/k}$$

$$\begin{aligned} \text{Pr}_{/C_3} = 1/2 & (\pi_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}) [\pi_{1s/k} + 1/2 (\Delta_{2s/k} + \Delta'_{2s/k}) + 1/2 \Delta_{3s/k}] \\ & + 1/2 (\pi'_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}) [\pi'_{1s/k} + 1/2 (\Delta_{2s/k} + \Delta'_{2s/k}) + 1/2 \Delta_{3s/k}] \end{aligned}$$

$$\frac{1 \mid 1}{\varphi_{1 \mid 1}^{1 \mid 1}}$$

$$\text{Pr}_{/C_1} = 0$$

$$\text{Pr}_{/C_2} = 0$$

$$\text{Pr}_{/C'_2} = (1 - f_{r/k}) (1 - f_{s/k})$$

$$\text{Pr}_{/C_3} = 1/2 [\Delta'_{2r/k} + \Delta_{3r/k}] [\Delta'_{2s/k} + \Delta_{3s/k}]$$

$$\frac{2 \mid 0}{\varphi_{1 \mid 1}^{0 \mid 2}}$$

$$\text{Pr}_{/C_1} = 0$$

$$\text{Pr}_{/C_2} = 0$$

$$\text{Pr}_{/C'_2} = 1/2 f_{r/k} f_{s/k}$$

$$\begin{aligned} \text{Pr}_{/C_3} = 1/2 & [\pi_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}] [\pi'_{1s/k} + 1/2 \Delta_{2s/k}] \\ & + 1/2 [\pi'_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}] [\pi_{1s/k} + 1/2 \Delta_{2s/k}] \end{aligned}$$

$$\frac{2 \mid 2}{\varphi_{1 \mid 1}^{2 \mid 2}}$$

$$\text{Pr}_{/C_1} = 1$$

$$\text{Pr}_{/C_2} = 1/2$$

$$\text{Pr}_{/C'_2} = 1/2 f_{r/k} f_{s/k}$$

$$\begin{aligned} \text{Pr}_{/C_3} = 1/2 & [\pi_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}] [\pi_{1s/k} + 1/2 \Delta_{2s/k}] \\ & + 1/2 [\pi'_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}] [\pi'_{1s/k} + 1/2 \Delta_{2s/k}] \end{aligned}$$

$$\frac{r \mid s}{\varphi_{2 \mid 1}^{2 \mid 1}}$$

$$\text{Pr}_{/C_1} = 1$$

$$\text{Pr}_{/C_2} = 1/2 f_{r/k}$$

$$\text{Pr}_{/C'_2} = 1/2 f_{r/k}$$

$$\begin{aligned} \text{Pr}_{/C_3} = 1/2 & \pi_{1r/k} [\pi_{1s/k} + 1/2 (\Delta_{2s/k} + \Delta'_{2s/k}) + 1/2 \Delta_{3s/k}] \\ & + 1/2 \pi'_{1r/k} [\pi'_{1s/k} + 1/2 (\Delta_{2s/k} + \Delta'_{2s/k}) + 1/2 \Delta_{3s/k}] \end{aligned}$$

$$\frac{rqs}{\varphi \frac{2|1}{1|2}}$$

$$Pr_{/c_1} = 1$$

$$Pr_{/c_2} = 1/2 f_{s/k}$$

$$Pr_{/c'_2} = 1/2 f_{r/k}$$

$$Pr_{/c_3} = 1/2 [\pi_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}] [\pi_{1s/k} + 1/2 \Delta'_{2s/k}] + 1/2 [\pi'_{1r/k} + 1/2 \Delta_{2r/k}] [\pi'_{1s/k} + 1/2 \Delta'_{2s/k}]$$

$$\frac{r|s}{\varphi \frac{2|1}{1|1}}$$

$$Pr_{/c_1} = 0$$

$$Pr_{/c_2} = (1 - f_{s/k}) (1 - f_{r/k})$$

$$Pr_{/c'_2} = 0$$

$$Pr_{/c_3} = 1/2 \Delta_{2r/k} [\Delta_{2s/k} + \Delta_{3s/k}]$$

$$\frac{r|s}{\varphi \frac{2|1}{2|0}}$$

$$Pr_{/c_1} = 0$$

$$Pr_{/c_2} = 1/2 f_{r/k} f_{s/k}$$

$$Pr_{/c'_2} = 0$$

$$Pr_{/c_3} = 1/2 \pi_{1r/k} [\pi'_{1s/k} + 1/2 \Delta'_{2s/k}] + 1/2 \Delta'_{1r/k} [\pi_{1s/k} + 1/2 \Delta'_{2s/k}]$$

$$\frac{r|s}{\varphi \frac{2|1}{2|2}}$$

$$Pr_{/c_1} = 1$$

$$Pr_{/c_2} = 1/2 f_{r/k} f_{s/k}$$

$$Pr_{/c'_2} = 1/2 f_{r/k}$$

$$Pr_{/c_3} = 1/2 \pi_{1r/k} [\pi_{1s/k} + 1/2 \Delta'_{2s/k}] + 1/2 \pi'_{1r/k} [\pi'_{1s/k} + 1/2 \Delta'_{2s/k}]$$

$$\frac{1|1}{\varphi \frac{1|1}{1|1}}$$

$$Pr_{/c_1} = Pr_{/c_2} = Pr_{/c'_2} = 0$$

$$Pr_{/c_3} = \Delta_{3r/k} \Delta_{3s/k}$$

$$\varphi_{2|0}^{1|1}$$

$$\text{Pr}_{/c_1} = \text{Pr}_{/c_2} = \text{Pr}_{/c'_2} = 0$$

$$\text{Pr}_{/c_3} = 1/2 \Delta'_{2r/k} \Delta'_{2s/k}$$

$$\varphi_{2|2}^{1|1}$$

$$\text{Pr}_{/c_1} = \text{Pr}_{/c_2} = 0$$

$$\text{Pr}_{/c'_2} = (1 - f_{r/k})(1 - f_{s/k})$$

$$\text{Pr}_{/c_3} = 1/2 \Delta'_{2r/k} \Delta'_{2s/k}$$

$$\varphi_{2|0}^{2|0}$$

$$\text{Pr}_{/c_1} = \text{Pr}_{/c_2} = \text{Pr}_{/c'_2} = 0$$

$$\text{Pr}_{/c_3} = 1/2 \pi_{1r/k} \pi_{1s/k} + 1/2 \pi'_{1r/k} \pi'_{1s/k}$$

$$\varphi_{2|2}^{0|2}$$

$$\text{Pr}_{/c_1} = \text{Pr}_{/c_2} = 0$$

$$\text{Pr}_{/c'_2} = 1/2 f_{r/k} f_{s/k}$$

$$\text{Pr}_{/c_3} = 1/2 (\pi_{1r/k} \pi'_{1s/k} + \pi_{1s/k} \pi'_{1r/k})$$

$$\varphi_{2|2}^{2|2}$$

$$\text{Pr}_{/c_1} = 1$$

$$\text{Pr}_{/c_2} = 1/2 f_{r/k} f_{s/k} = \text{Pr}_{/c'_2}$$

$$\text{Pr}_{/c_3} = 1/2 (\pi_{1r/k} \pi_{1s/k} + \pi'_{1r/k} \pi'_{1s/k}).$$

Dans le cas d'indépendance, les coefficients de parenté généralisés faisant intervenir des gènes aux deux loci considérés, se déduisent immédiatement des coefficients de parenté relatifs, à un locus; par exemple :

$$\varphi_{2|2}^{2|1} = \varphi^{2|1} \varphi^{2|2}$$

$$\varphi_{2|2}^{1|1} = \varphi^{1|1} \varphi^{2|2}$$

etc...

Dans le cas de liaison absolue avec $\lambda = 1$ (donc phase de couplage à 100 %) :

$$\varphi_{2|2}^{2|2} = 1/2 (\pi_{1r/k} \pi_{1s/k} + \pi'_{1r/k} \pi'_{1s/k}) \Delta_{3k} + f_{r/k} f_{s/k} \Delta_{2k} + \Delta_{s/k}$$

$$\Delta_{1k} = f_k$$

$$\Delta_{2k} = 0$$

$$\Delta_{3k} = 1 - f_k$$

et $\pi_{1r/k} \pi_{1s/k} + \pi'_{1r/k} \pi'_{1s/k} = f_{r/k} f_{s/k}$

d'où

$$\varphi_{2|2}^{2|2} = \varphi^{2|2}$$

de même

$$\varphi_{2|0}^{2|0} = \varphi^{2|0}$$

$$\varphi_{1|1}^{1|1} = \varphi^{1|1}$$

Mais pour $\varphi_{1|1}^{1|1}$

$$\varphi_{1|1}^{1|1} = 1/4 \Delta_{3(k)} + \Delta_{2(k)} + \Delta_{1(k)} \text{ pour } 0 \leq \lambda < 1,$$

dans le cas général incluant $\lambda = 1$, il faut tenir compte des états de couplage et de répulsion.

III. — APPLICATION A UN CAS PARTICULIER :
BIALLÉLISME ET ABSENCE D'ÉPISTASIE

L'expression générale de la covariance est alors :

$$\begin{aligned} \text{Cov}(h, r, s) &= 4 \varphi^{1|1} [E(X_i^2) + E(X_k^2)] + 4 \varphi^{2|1} [E(X_i D_{ii}) + E(X_k D_{kk})] \\ &+ \varphi^{2|2} [E(D_{ii}^2) + E(D_{kk}^2)] + \varphi_{0|2}^{2|0} [E(D_{ii} D_{jj}) + E(D_{kk} D_{ll})] \\ &+ 2 \varphi_{1|2}^{2|2} E(D_{ii} D_{kk}) + \varphi_{1|1}^{1|1} [E(D_{ij}^2) + E(D_{ki}^2)] \\ &- f_r f_s [E(D_{ii} D_{jj}) + E(D_{kk} D_{ll}) + 2 E(D_{ii} D_{kk})] \end{aligned}$$

Or dans le cas de biallélisme (GILLOIS, 1964)

$$E(D_{ii} D_{jj}) = E(D_{ij}^2) \quad \text{d'où}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(h, r, s) &= 4 \varphi^{1|1} [E(X_i^2) + E(X_k^2)] + 4 \varphi^{2|1} [E(X_i D_{ii}) + E(X_k D_{kk})] \\ &+ \varphi^{2|2} [E(D_{ii}^2) + E(D_{kk}^2)] + [\varphi_{0|2}^{2|0} + \varphi_{1|1}^{1|1} - f_r f_s] [E(D_{ij}^2) + E(D_{ki}^2)] \\ &+ 2(\varphi_{1|2}^{2|2} - f_r f_s) E(D_{ii} D_{kk}) \end{aligned}$$

En remplaçant les espérances par leurs valeurs en fonction de paramètres génétiques définis par MATHER ($d_1, h_1 - d_1$ au locus n° 1, d_2, h_2 et $-d_2$ au locus n° 2) :

$$E(X_i^2) = 2 p_i p_j [d_1 - p_i p_j h_1]^2$$

$$E(X_i D_{ii}) = 2 p_i p_j (p_i - p_j) [d_1 - p_i - p_j h_1] h_1$$

$$E(D_{ii}^2) = 4 p_i p_j (p_i^2 - p_i p_j + p_j^2) h_1^2$$

$$E(D_{ij}^2) = (2 p_i p_j h_1)^2$$

et $E(D_{ii} D_{kk}) = 4 p_i p_j p_k p_l h_1 h_2$

Il est possible de regrouper certains termes, et en remplaçant les coefficients $\phi_k; r, s$ par leur valeur, la covariance a pour expression en sommant sur tous les couples de loci l, l' et en posant : $q_c = 1 - p_c$

$$\text{Cov}(k; r, s) = 4 \sum_l p_l q_l \left\{ d_l^2 [1 - (1/2)^{k+1}] - 1/2 (p_l - q_l) d_l h_l [(1/2)^r + (1/2)^s] \right. \\ \left. + 1/2 h_l^2 (1/2)^{(r+s-k)} \left[1 - \frac{p_l q_l}{2^{k-1}} \right] \right\} + 4 \sum_{l>l'} h_l h_{l'} (1/2)^{(r+s)} p_l q_l p_{l'} q_{l'} [(1 + \lambda^2)^k - 1]$$

Cette expression est celle donnée par GATES, COMSTOCK, ROBINSON (1957) avec équilibre de linkage. Mais la signification des paramètres semble plus claire à partir de l'expression générale que nous avons établie. Ainsi, outre son intérêt propre, cette expression générale peut guider la recherche de cas particuliers entraînant une diminution du nombre de paramètres.

CONCLUSION

Dans un premier article (GALLAIS, 1970), une expression générale de la covariance entre apparentés quelconques, consanguins ou non, avec linkage et épistasie limités à deux loci, a été établie. Dans ce deuxième article, avec un système de reproduction particulier, l'autofécondation, des expressions caractérisant l'évolution des différents coefficients d'identité introduits ont été développées. En se fixant la structure de départ ($\Delta_{1(o)}, \Delta_{2(o)} = \Delta'_{2(o)}, \Delta_{3(o)}$) et la valeur du paramètre λ de linkage, l'évolution des différents coefficients d'identité pourra alors être suivie de façon numérique.

Reçu pour publication en juin 1970.

SUMMARY

COVARIANCES BETWEEN ARBITRARY RELATIVES WITH LINKAGE AND EPISTASIS. II. — EVOLUTION AT SELF-FERTILIZATION

This study is an application to the special case of self-fertilization of general results exposed in a previous article (GALLAIS, 1970). Various coefficients of identity presented are calculated and expressed in terms of initial conditions and of λ -linkage parameter characteristics.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- GALLAIS A., 1967. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amél. Pl.*, **17**, 229-242.
 GALLAIS A., 1970. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I Expression générale. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 281-310.
 GATES C. E., COMSTOCK R. E., ROBINSON H. F., 1957. Generalized genetics variance and covariance formulae for self-fertilized crops assuming linkage. *Genetics*, **42**, 749-763.
 GRIFFING G., 1962. Production formulae for general combining ability selections methods utilizing one or two random-mating populations. *Aust. J. biol. Sci.*, **15**, 650-665.
 HARRIS D. L., 1964. Biometrical parameters of self fertilized diploid populations. *Genetics*, **50**, 931-956.

- HORNER T. W., COMSTOCK R. E., ROBINSON H. F., 1955. Non allelic gene interactions and the interpretation of quantitative genetic data. *North Carolina Agr. Exp. Stn Tech. Bull.*, **118**.
- HORNER T. W., WEBER C. R., 1956. Theoretical and experimental study of self fertilized populations. *Biometrics*, **12**, 404-444.
- MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*. Methuen and Company London.
- NELDER S. A., 1952. Some genotypic frequencies and variance components occurring in biometrical genetics. *Heredity*, **6**, 387-394.
- SCHNELL F. W., 1961. Some general formulations of linkage effects in inbreeding. *Genetics*, **46**, 946-957.
- SHIKATA M., 1963. Representation and calculation of selfed populations by group ring. *J. theoret. Biol.*, **5**, 142-160.
-